

令和 5 年 5 月 29 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20H00428

研究課題名(和文) 日本産サケ稚魚の回遊中のエネルギーバランスと環境選択の解明および温暖化適応予測

研究課題名(英文) Elucidation of energy balance and environmental selection during migration of juvenile salmon and prediction of adaptation to global warming

研究代表者

北川 貴士 (Kitagawa, Takashi)

東京大学・大気海洋研究所・准教授

研究者番号：50431804

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 28,300,000円

研究成果の概要(和文)：三陸産サケ稚魚の海洋環境の適応実態を明らかにするために、飼育実験、代謝計測、数理モデルによる移動代謝コスト、餌量の推定、耳石酸素同位体比分析、数理モデルによる経験水温履歴と経路の推定、環境DNA分析による分布域推定を行った。高水温・低餌量下で、成長と運動へのエネルギー配分量は大幅に低下した。沿岸域で近年見られる暖流勢力の増大は、春季の高水温と低餌量環境をもたらし、成長できない稚魚が減耗することで、親魚回帰率が低下すると推察された。推定移動経路の中には、これまでとは異なる経路も示された。環境DNA分析からは稚魚が岸沿い、もしくは三陸から道東に向けて最短距離をとる経路の双方が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

回遊現象を、エネルギー収支という観点から理解し、それに基づき本種の将来の環境適応を予測する試みは、魚類生態学・生命科学・地球環境学の学際領域を発展させるものである。得られた成果は、海洋の施策・立法へむけた重要な基礎的根拠となり、温暖化問題を考慮に入れた21世紀後半の資源管理施策の提言も可能となる。国民一般に温暖化が重要水産生物に及ぼす影響を広く示すことは、消費国の国民すべてが、温暖化が資源問題に直結する社会問題として認識し、消費者自らが軽減にむけ具体的行動を起こすといった国民レベルでの対策を先導することに繋がる。持続可能な開発目標(SGDs)のGoal14にも通じる。

研究成果の概要(英文)：The effects of ambient temperature and food availability on the growth of juvenile chum salmon were assessed. By combining the measurements of metabolic performance for growth and activity with a bioenergetics model, the energy allocation for different activities in the juveniles was also estimated. Under high temperatures, juveniles reared at low food levels allocated less than half their energy for growth than those reared at high food levels. These results suggest that high temperature and low food level constrain the growth of juveniles, providing an insight into the effect of the recent increase in warm and low-nutrient water masses on survival of juveniles and catches of adult chum on the Pacific side of Japan. Otolith analysis suggested that the chum salmon species-specific oxygen isotope fractionation equation could be used on reconstruction of temperature history. Environmental DNA analysis also suggested their multiple northward migration routes in the waters off Japan.

研究分野：魚類行動生理生態学

キーワード：サケ稚魚 回遊 環境DNA 代謝 数理モデル 餌環境 耳石

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) 近年、我が国沿岸へのサケ (*Oncorhynchus keta*) の回帰率が低迷している。低迷要因は、稚魚が日本沿岸河川から降海後、越冬場であるオホーツク海へ北上回遊する過程での大量減耗とされている。稚魚は回遊中、成長を遂げながら積極的に遊泳を行わなければオホーツク海に到達できない。本種漁獲量の全国第2位の岩手県は、第1位の北海道よりも低緯度に位置するため、沿岸からオホーツク海までの距離が長く、回遊過程において稚魚は水温や餌など海洋環境の影響を大きく受ける。特に、三陸沿岸および流入河川は、本種分布の南限付近に位置するため、回遊中は他地域産に比べより高い水温の影響を受けることになる。したがって三陸産稚魚の成長を北上回遊に伴うエネルギー・バランスの側面から検討することは、本種の生残、将来の温度適応を考えるうえで重要であると考えられる。

(2) しかし、稚魚の回遊環境を、稚魚自体に記録計を負荷して直接的に計測することは容易ではない。研究代表者らは耳石の酸素安定同位体比 ($\delta^{18}\text{O}$) 分析を行い、耳石が無負荷型温度記録計になり得ることをクロマグロ仔魚で示し (Kitagawa et al. 2013), 耳石 $\delta^{18}\text{O}$ 値と海洋環境モデルと併用して、回遊経路を推定する手法をマイワシで確立した (Chung et al. 2019)。また、最近年、タイセイヨウダラの耳石炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$) から呼吸代謝量を推定する試みがなされており、実海域での応用が期待されている。加えて、近年急速に発展を遂げつつある環境 DNA 分析を用いると、現場では採水のみで済むため大規模調査を比較的用に実施することができることから、広範囲で分布域を把握することが可能になり、推定される回遊経路の精度も向上することが想定される。

2. 研究の目的

(1) 本研究の目的は、三陸産サケ稚魚の、索餌・越冬海域であるオホーツク海へ至る北上期の回遊経路、回遊に伴うエネルギー・バランス、および現在の海洋環境に適応状況および地球温暖化に伴う将来への適応予測を行うことである。

(2) 具体的には三陸産サケを用いて (i) 溶存酸素計付き閉鎖型循環水槽を用いて稚魚の呼吸代謝測定を行い、移動にかかるコストを算出した。また、飼育実験と併用して高成長に必要な餌量を推定し、現在の海洋環境に適応の実態を把握した。(ii) 本種稚魚の耳石酸素・炭素安定同位体比の経験水温・代謝履歴としての有効性を検討し、海洋モデルを併用して回遊経路の推定を行った。(iii) 環境 DNA 分析による本種稚魚の分布域の把握も行った。

3. 研究の方法

(1) 成長段階の異なるサケ稚魚の持続遊泳速度の最大値 (臨界遊泳速度: U_{crit}) を測定し、移動効率の指標である移動コスト (Cost of Transport: CoT) を推定することで、体サイズと水温がサケ稚魚の遊泳生理特性に及ぼす複合的な影響を検討した。稚魚 (体重 0.6 ~ 47 g) を閉鎖型循環水槽に封入し、8, 12, 20°C の各水温下で馴致した。馴致中に測定した酸素消費速度から、休止代謝速度を算出した。その後、半強制的に遊泳させ、 U_{crit} と遊泳中の酸素消費速度を測定し、遊泳時代謝速度を算出した。休止代謝速度と遊泳時代謝速度の総和を、体重と遊泳速度で除して CoT を推定した。

(2) 稚魚の摂取エネルギーが遊泳時代謝と体成長に配分され、余剰分が脂質として貯蓄されるように設計された数理モデル (Dynamic Energy Budget lipid model: DEB lipid) を用いて、本種稚魚のエネルギー収支特性を検討した。このモデルに、水温および餌環境下での飼育実験で得られた成長速度、エネルギー含有量、および (1) の遊泳時代謝速度を代入し、体成長、遊泳、貯蓄への各エネルギー配分量を定量した。

(3) 北上回遊中の稚魚のエネルギー要求量と、沿岸域の餌生物量を比較することで、エネルギー要求量に対する近年の餌環境について検討した。レジームシフト解析によって岩手県における回帰親魚の主群である4歳魚の回帰率の経年変化 (1996 ~ 2021年) を、回帰率 1.5% 期 (1996 ~ 2009年)、0.5% 期 (2010 ~ 2018年)、0.1% 期 (2019 ~ 2021年) に大別し、各期の回遊中のエネルギー要求量を、北海道と樺太沖で採集された岩手県産稚魚の体サイズ、採集日および岩手県沿岸の海水温値を DEB lipid に代入することで算出した。また、岩手県漁業指導調査船・岩手丸により閉伊崎沖および黒崎沖で採集された動物プランクトンの個体数密度に、1個体あたりのエネルギー含有量を乗じたエネルギー分布密度を分類群毎に算出した。

(4) サケ稚魚の耳石に含まれる $\delta^{18}\text{O}$ の水温環境履歴としての妥当性を検討するために、温度別に同位体分別と水温の関係性を把握するための飼育実験および $\delta^{18}\text{O}$ 分析を行った。耳石染色のために稚魚をアリザリンコンプレクソン溶液中に浸漬し、その後1日海水馴致した後、9, 12, 15, 18,

20°C で 90 日間の海水飼育を行った。2 週に 1 回稚魚を採集して耳石を摘出した。週 1 回採水も行った。蛍光顕微鏡と耳石輪紋解析システムを併用して、飼育期間の耳石成長を確認し、成長部位を核から縁辺に沿って中心部、中間部、縁辺部に切削した。耳石と飼育水を、それぞれ同位体質量分析装置と水同位体分光分析装置で測定した。 $\delta^{13}\text{C}$ の測定も同時に行った。

(5) 1 日間隔で構築された海水 $\delta^{18}\text{O}$ アイソ・スケープを用いた、本種 $\delta^{18}\text{O}$ 耳石分別の温度依存性によって修正された時空間海洋モデルを開発し、日本産サケに適用し回遊経路を推定した。

(6) 環境 DNA 分析について、岩手県大槌湾において、毎月 1 回、大槌湾をカバーする計 7 測点において定点採水を行った。また、2018 年および 2019 年に同様に採集した環境 DNA 標本を用いてサケ稚魚およびその餌生物である動物プランクトン 3 種の動態を明かにした。2019 年 3 月および 5 月に大槌湾から外側のライン観測中 (39.36°N, 142.0 ~ 142.37°E) に採水した環境 DNA サンプルを分析した。岩手県水産技術センターと共同で、2021 年 3 月から 6 月に岩手丸定線観測時に沿岸から 50 海里沖までの 12 測点において表層および水深 50 m から採水を実施した。サケ稚魚の北上回遊経路を推定するため、2022 年 5 月に三陸沖において学術研究船・新青丸航海 (KS-22-7) を実施し、沿岸から 90 海里沖までの範囲で表層から水深 100 m までの層別採水により得られた試料を分析に供した。

4. 研究成果

(1) 北上回遊開始後 (体重 $\geq 4\text{ g}$) の U_{crit} は開始前 ($< 4\text{ g}$) に比べて高く、三陸沿岸域を南下する津軽暖流の流速の平均値 (約 0.25 m s^{-1}) を超えていた。体重 ($> 10\text{ g}$) になると、水温 8°C 、遊泳速度 0.30 m s^{-1} での CoT は 17% 減少した。一方、水温が上昇すると、休止代謝速度とともに CoT も増加した。特に、 14°C を超える水温上昇による CoT の増大は、体重増加による削減効果を相殺していた。以上と北海道・東部海域に到達した岩手県産稚魚の体サイズのから、 13°C 以下であれば、体重 ($\geq 5\text{ g}$) での長距離遊泳能力の発達と、体成長に伴う移動コストの減少が、北上回遊の成功に寄与すると推察された。

(2) 水温 8°C で飽食量に近い 4.0% 量を給餌した場合、体重 ($< 16\text{ g}$) までは、体成長への配分量が増加し、最大で摂取エネルギーの 71% が体成長に配分されたが、体重 ($\geq 16\text{ g}$) で、体成長への配分量は全体の 60% 程度にとどまり、その分貯蓄量が増加した。体重 ($< 16\text{ g}$) まで筋肉の増大に加え、骨格の発達といった質的な成長に費やされていたエネルギーの一部が、貯蓄に配分され始めたためと考えられた。また、体重 ($< 16\text{ g}$) に貯蓄エネルギーを遊泳時代謝に費やした場合、実現可能な遊泳速度は津軽暖流の流速値を超えていたことから、このサイズでも貯蓄エネルギーが運動に配分されれば道東海域まで長距離遊泳が可能であることも示された。一方、給餌量を変えずに水温のみを上昇させた場合、稚魚の分布水温範囲 ($5 \sim 13^\circ\text{C}$) を超える 14°C であっても、成長へのエネルギー配分量は高く保たれ、 12°C 区と差はなかった (図 1a)。しかし、1.0% 給餌では、分布水温範囲内であっても成長への配分量は 80 ~ 90% 減少し (図 1b)、2 か月間で約 70% の個体が死亡した。これは、冷水性種であるサケにとって、海洋生活初期の成長・生残に与える水温の影響は、生存可能な範囲内であれば間接的であり、摂餌量の多寡のほうがより直接的であることを示唆している。以上より、道東海域に到達するまでも良質な餌環境に遭遇することが稚魚の生残に重要であると考えられた (Iino et al. 2022)。

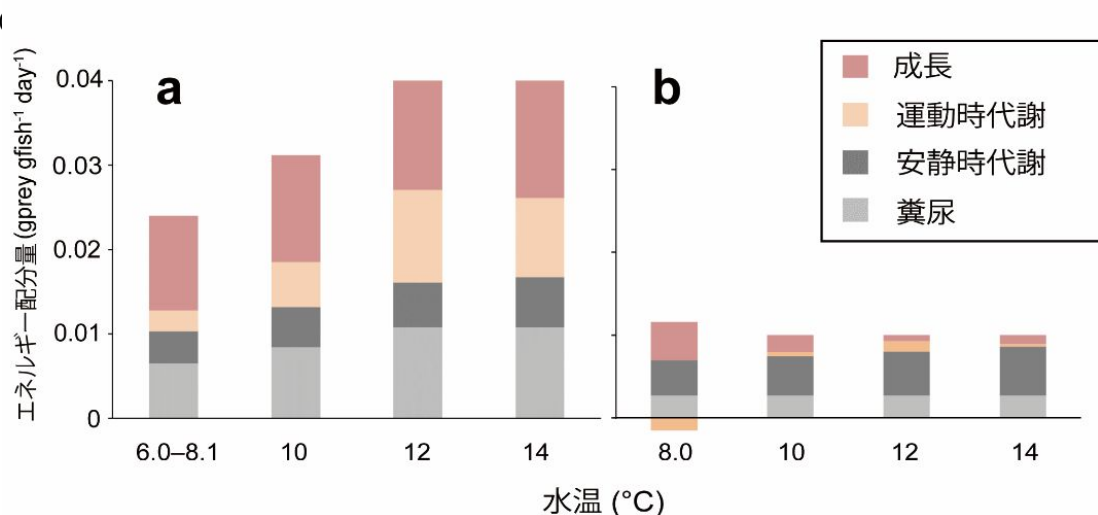


図 1: 水温, 給餌量別のエネルギー配分量 (a: 4.0% 量給餌, b: 1.0% 量給餌)

(4) $\delta^{18}\text{O}$ 分析の結果, 耳石中心部の $\delta^{18}\text{O}$ 値は中間部および縁辺部と比べて有意に小さかったことから, 淡水期間に形成された部位の混入が考えられた。また, 飼育水の $\delta^{18}\text{O}$ 値が飼育期間中に大きく変化したことから, 9°C と 12°C 区では結露の影響が示唆された。耳石と海水 $\delta^{18}\text{O}$ 分別により, 耳石酸素同位体分別 - 温度換算式が得られた。共分散分析の結果, 得られた関係式は本研究の温度範囲内において, 先行研究で明らかにされている同位体平衡で得られたアラゴナイト式との違いがなかったことから, 本種稚魚耳石は同位体の準平衡状態で沈殿されているものと考えられた(図2)。 $\delta^{13}\text{C}$ についても中間部, 縁辺部で水温と弱い負の相関関係が得られた(Gou et al. 2022)。

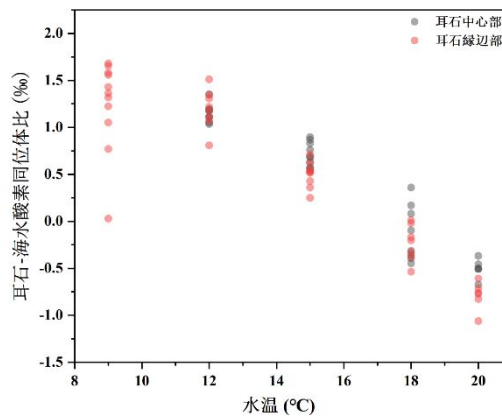


図2: 水温と耳石酸素安定同位体比分別値との関係

(5) 回遊経路の推定を行ったところ, サケはオホーツク海への入り, 北西太平洋で越冬, 夏にベーリング海へ移動するなど, 日本産の個体で報告されている移動経路を示した一方, これまでとは異なる経路も示された。仙台湾以南および富山湾以西で発生した個体はオホーツク海を利用しなかった。得られた成果については, 国際学会での発表ならびに国際誌への投稿準備をすすめている。

(6) 2019年3月および5月に大槌湾から外側のライン観測中に採水した環境DNA標本を分析したところ, 湾口のごく限られた範囲でのみサケDNAが検出された。このことから, サケ稚魚が沿岸に沿って北上することが示唆された。2021年3月から6月に岩手丸定期海洋観測で得られた採水試料を環境DNA分析に供したところ, 稚魚が岸沿いに北上する, もしくは三陸から道東に向けて最短距離をとる経路の双方が示唆される結果も得られた。学術研究船・新青丸航海(KS-22-7)で得られた試料を環境DNA分析に供したところ, 全ての標本からDNAを検出することができず, 回遊経路の推定には至らなかった。岩手県では2021年秋・冬の回帰親魚が極端に少なく, それに伴い降海する稚魚も著しく少なかったためと考えられた。

< 引用文献 >

Kitagawa T, Ishimura T, Uozato R, Shirai K et al. Otolith $\delta^{18}\text{O}$ of Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* as an indicator of ambient water temperature. Marine Ecology Progress Series 481, 2013, 199-209. <https://doi.org/10.3354/meps10202>

Chung MT, Trueman CN, Godiksen JA et al. Field metabolic rates of teleost fishes are recorded in otolith carbonate. Communications Biology 2, 24, 2019. <https://doi.org/10.1038/s42003-018-0266-5>

Iino Y, Kitagawa T, Abe TK, Nagasaka T, Shimizu Y, Ota K, Kawashima T, Kawamura T. Effect of food amount and temperature on growth rate and aerobic scope of juvenile chum salmon. Fisheries Science, 2022. 10.1007/s12562-022-01599-w

Gou Y, Higuchi T, Iino Y, Nagasaka T, Shimizu Y, Shirai K and Kitagawa T. Determination of temperature-dependent otolith oxygen stable isotope fractionation on chum salmon *Oncorhynchus keta* based on rearing experiment. Frontier Marine Science 9, 1072068, 2022. 10.3389/fmars.2022.1072068

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Shigenori Nobata, Takashi Kitagawa, Shouji Houki, Motohiro Ito, Yoshinori Aoki, Katsufumi Sato, Susumu Hyodo	4. 巻 313
2. 論文標題 Relationships between maturational status and migration behavior of homing chum salmon <i>Oncorhynchus keta</i> in inner bays of the sanriku coast	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 General and Comparative Endocrinology	6. 最初と最後の頁 113896-113896
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.ygcen.2021.113896	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Jun Matsubayashi, Yutaka Osada, Kazuaki Tadokoro, Yoshiyuki Abe, Atsushi Yamaguchi, Kotaro Shirai, Kentaro Honda, Chisato Yoshikawa, Nanako O Ogawa, Naohiko Ohkouchi, Naoto F Ishikawa, Toshi Nagata, Hiroomi Miyamoto, Shigeto Nishino, Ichiro Tayasu	4. 巻 23
2. 論文標題 Tracking long-distance migration of marine fishes using compound-specific stable isotope analysis of amino acids	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ecology Letters	6. 最初と最後の頁 881-890
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/ele.13496	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Tatsuya Sakamoto, Carl D van der Lingen, Kotaro Shirai, Toyoho Ishimura, Yonela Geja, James Peterson, Kosei Komatsu	4. 巻 77
2. 論文標題 Otolith 18O and microstructure analyses provide further evidence of population structure in sardine <i>Sardinops sagax</i> around South Africa	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 ICES Journal of Marine Science	6. 最初と最後の頁 2669-2680
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/icesjms/fsaa130	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 Masahiro Nakamura, Michio Yoneda, Toyoho Ishimura, Kotaro Shirai, Masaki Tamamura, Kozue Nishida	4. 巻 71
2. 論文標題 Temperature dependency equation for chub mackerel (<i>Scomber japonicus</i>) identified by a laboratory rearing experiment and microscale analysis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Marine and Freshwater Research	6. 最初と最後の頁 1384-1389
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1071/MF19313	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計0件

〔図書〕 計1件

1. 著者名 一般社団法人環境DNA学会（企画・原案）土居秀幸・近藤倫生（編）	4. 発行年 2021年
2. 出版社 共立出版	5. 総ページ数 300
3. 書名 環境DNA	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	白井 厚太郎 (Shirai Kotaro) (70463908)	東京大学・大気海洋研究所・准教授 (12601)	
研究 分担者	峰岸 有紀 (Minegishi Yuki) (80793588)	東京大学・大気海洋研究所・准教授 (12601)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 協力者	飯野 佑樹 (Iino Yuki)		
研究 協力者	坂本 達也 (Sakamoto Tatsuya) (80869165)		

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------